KRITISCHE BEMERKUNGEN UEBER EINIGE DER WICHTIGSTEN METHODEN ZUR ERMITTLUNG DES OEFFNUNGSZUSTANDES DER SPALTOEFFNUNGEN

von

K. HARTSUIJKER

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

Einführung 516
Abschnitt I: Die Kollodium-Methode von Buscalioni und Pollacci 517
Abschnitt II: Die Alkohol-Fixierungsmethode von Lloyd 520
Abschnitt III: Der Vertikalilluminator und das Porometer in der Praxis 525
§ 1: Bemerkungen über den Vertikalilluminator 525
§ 2: Widerlegung der an dem Porometer geübten Kritik 527
Abschnitt IV: Vergleich des Vertikalilluminators und des Porometers 531
Zusammenfassung 540
Literaturverzeichnis 541

EINFUEHRUNG.

Die Methoden zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Spaltöffnungen sind vielerlei. Bis heute aber sind die Forscher auf diesem Gebiete nicht einig in der Anwendung dieser Methoden. M. G. Stalfelt (19; 20) z.B. bevorzügt eine direkte Messung an kleinen Blattstückchen unter Paraffinöl mit Immersionssystemen. K. W. Paetz (13) dagegen verwendet neben dem Vertikalilluminator

das Porometer. E. Leick (5) und E. Nius (11) betonen nachdrücklich dass das Porometer nicht brauchbar ist, und bedienen sich der alten Lloydschen Methode.

Dennoch wäre es sehr erwünscht für das Studium der Spaltöffnungen, wenn die Forscher sich immer gut darüber im Klaren wären, ob ihre Methoden einwandfrei sind. Manchmal verwendet nämlich der eine Forscher eine Methode, die von einem andern als unbrauchbar betrachtet wird.

Das Ziel der im Folgenden mitgeteilten Untersuchungen ist, einen Beitrag zur Lösung dieser Probleme zu liefern.

Die Untersuchungen wurden im Sommer 1933 und 1935, im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Amsterdam, ausgeführt.

Dem Direktor Prof. Dr. Th. Weevers spreche ich hier meinen herzlichsten Dank aus, für sein reges Interesse und die grosse Freiheit welche er mir gelassen hat. Ebenfalls danke ich hier Herrn Dr. M. Pinkhof für seine gute Hilfe und wertvollen Ratschläge.

ABSCHNITT I.

Die Kollodium-Methode von Buscalioni und Pollacci.

Diese Methode wurde bekanntlich von L. Buscalioni und G. Pollacci im Jahre 1901—1902 eingeführt (2). Die Eigenschaft aetherischer Lösungen von Kollodium, sich zu trüben, wenn sie mit Wasserdampf in Berührung kommen, wurde von ihnen zur Bestimmung der Transpiration benützt. Man bestreicht die Blattfläche mit einem in die Kollodium-Lösung getauchten Pinsel, wobei eine Membran entsteht, die sich meistens leicht abheben lässt, und deutlich die Abdrücke der Epidermiszellen und Spaltöffnungen zeigt. Die Häutchen hatte ich zuerst in Kanadabalsam (Lösung in Xylol) oder in Glyzerin-Gelatine eingebettet. Die Brechungsindizes dieser Stoffe sind aber zu diesem Verfahren nicht geeignet; weshalb ich später die Häutchen unter Deckglas in Luft besehen habe. Die Deckgläser wurden an den Rändern und Ecken mit Gummi arabicum (Lösung in Wasser) gekittet, damit die Präparate so aufbewahrt werden konnten.

Diese Methode habe ich nur an einem Objekt geprüft: *Pelargonium peltatum Ait.* Nicht bei allen Pflanzen ist diese Methode technisch durchzuführen; bei stark behaarten Blättern z.B. ist das Häutchen nicht leicht unbeschädigt herabzuziehen, und bei Pflanzen mit starkem Wachsüberzug (z.B. Tropaeolum) löst der Aether auch das Wachs auf und man kann dann das Häutchen gar nicht

abziehen. Die glatte Oberhaut von Pelargonium peltatum ist jedoch sehr geeignet; das Häutchen lockert sich schon nach 1 bis 2 Minuten und gibt die Oberhautstruktur sehr schön wieder.

Leider sieht man sofort, dass in allen untersuchten Häutchen, die Spaltöffnungen geschlossen sind. Eine feine Linie stellt die Spalte vor. Nur einzelne Spaltöffnungen sind sehr weit, weiter als normal, geöffnet. Ich habe auch unter dem Vertikalilluminator solche weit geöffneten Spaltöffnungen oft beobachtet. Offenbar sind sie unwirksam, und vielleicht sind es verletzte oder alte und tote Spaltöffnungen, die in spannungslosem Zustand sind.

Es liegt auf der Hand die Erklärung für die geschlossenen Spaltöffnungen in eine Einwirkung des Aethers auf die Schliesszellen zu suchen.

Zuerst habe ich untersucht ob es Unterschiede gab zwischen der Anwendung konzentrierter und verdünnter Kollodium-Lösungen, wie Buscalioni und Pollacci behaupteten. Eine konzentrierte Lösung trocknet langsam weil sie nicht so dünn ausgestrichen werden kann, und weil ein schnell entstehendes oberflächliches Häutchen, die schnelle Verdunstung des Aethers verhindert. Eine verdünnte Lösung dagegen trocknet schneller, aber die grössere Menge Aethers, die auf das Blatt gebracht wird, kann dann schädlich einwirken. Es ist nicht unmöglich, ja sogar sehr wahrscheinlich, dass sofort beim Aufstreichen der Kollodium-Lösung, eine Infiltration ins Blatt stattfindet.

Immer stellte es sich heraus, dass mit konzentrierter und verdünnter Lösung beide, der Erfolg war, dass die Spaltöffnungen sich, sogar auch an Momenten wenn das Porometer und der Vertikalilluminator zweifellos geöffnete Spaltöffnungen zeigten, schlossen.

Es wäre möglich hier solche Porometerwerte zu geben, aber es wäre zugleich auch überflüssig, denn das Resultat mit der Kollodium-Methode war immer dasselbe: *an jeder Tagesstunde zeigten die Kollodium-Häutchen geschlossene Spaltöffnungen.* Manchmal gab es auch wenige sehr weit geöffnete Spaltöffnungen dazwischen, die, wie ich schon hervorhob, vielleicht tot oder verletzt sind.

Die Spaltöffnungen von Pelargonium peltatum sind sehr reaktionsfähig, d.h. sie reagieren ziemlich schnell auf Verdunkelung u.dgl.; offenbar zeigen solche Spaltöffnungen auch eine schnelle Reaktion bei Aethereinwirkung.

Um letzteres zu beweisen, habe ich an einer Stelle an der ich erst ein Kollodium-Häutchen gemacht hatte, nach 1 oder 3 Tagen ein Porometerglöckchen an das Blatt angeheftet.

Die Resultate sind aus den Tabellen 1 und 2 ersichtlich.

Tabelle 1.

Versuch am 25. Juli 1933. Porometerzeiten in Sekunden.
Beide Blätter ungefähr von gleichem Alter.

Zeit	mit Kollodium bestrichen	Kontrolle	Bemerkungen
10.45	102	89	Sonne
11.00	105	113	leicht bewölkt
11.20	112	114	„ „
	Schilfmatten des Gewächshauses aufgerollt.		
11.35	86	53	Sonne
11.45	37	16	„
12.00	42	7½	„
12 15	50	5½	„
12.30	48	4½	„
	Schilfmatten wieder ausgelegt.		
14.00	239	39	Sonne
14.30	245	124	Temp. 30° C
15.00	217	165	„
15.30	233	200	„

Tabelle 2.

Zeit	vor 3 Tagen bestrichen	Kontrolle	am selben Tag bestrichen
11.40	327	—	234
11.55	—	105	—
12.05	222	42	260
14.15	sehr lange	53	174

Aus diesen Tabellen geht deutlich hervor, dass die Spaltöffnungen der behandelten Stellen noch reagieren. Sie sind nicht abgetötet worden; die Porometerzeiten sind jedoch bedeutend grösser und die Reaktion ist viel unregelmässiger geworden.

Ich glaube mit diesem Versuch bewiesen zu haben, dass die Aetherbehandlung grossen Einfluss auf die Spaltöffnungen ausübt und dass deshalb *die Kollodium-Methode als Methode zur Ermittlung der Spaltweiten unbrauchbar ist.*

Sie ist jedoch sehr geeignet zur Bestimmung der Spaltöffnungszahl oder zum Studium der Oberhautstruktur, wie aus der kürzlich erschienenen Arbeit von F. L. Long und F. E. Clements (8) hervorgeht.

ABSCHNITT II.

Die Alkohol-Fixierungsmethode von Lloyd.

Diese Methode, die im Jahre 1908 von F. E. Lloyd (6) eingeführt wurde, ist ein Versuch die Spaltöffnungsweiten direkt zu messen. Bekanntlich wird bei dieser Methode die Blattoberhaut mittels einer Pinzette abgezogen, und sofort in absolutem Alkohol fixiert. Dieses Verfahren darf höchstens 1 bis 2 Sekunden dauern; dann und nur dann kann nach der Ansicht Lloyd's eine Abtötung der Oberhaut ohne Aenderung des Oeffnungszustandes der Spaltöffnungen erzielt werden.

Schon Lloyd selbst findet eine Pflanze (Brodioea) bei welcher Aenderungen auftreten, aber seine meisten Objekte achtet er für diese Methode gut geeignet. Viele dieser Objekte sind aber Wüstenpflanzen (Fouquieria splendens; Verbena ciliata.) wobei vielleicht besondere Verhältnisse vorherrschen. Auch Lloyd selbst warnt: „The application of the absolute alcohol method to other plants „must be made with due caution" (6; S.27).

Es ist gar nicht erstaunlich dass schon O. Renner im Jahre 1910 sagt: „Die Lloydsche Methode hat sich bei meinen Untersuch-„ungen als sehr bequem und sehr brauchbar, aber auch als recht „gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig erwiesen" (15; S.492).

Dagegen hat J. V. G. Loftfield (7) betont dass die Methode sehr gut ist, wenn man nur schnell genug fixiert.

Eine eingehende Kritik ist in letzter Zeit von Frl. M. Schorn gegeben worden (16). Sie verglich fixierte und nicht-fixierte Blattschnitte mittels des Vertikalilluminators mit einander, sowie auch fixierte Blattschnitte mit lebendigem Material. In beiden Fällen gab es Pflanzen bei welchen die Spaltöffnungen sich änderten (bezw. öffneten oder schlossen) und andere deren Stomata unverändert blieben. Ihr Resultat ist: „dass die Lloydsche Methode *bei vorsichti-„ger Anwendung* für viele Pflanzen einwandfreie Resultate liefert, „*dass ihre Verwendbarkeit aber für jede einzelne Pflanzenart erst „besonders festgestellt werden muss*". (16; S.802.)

Diese Methode von Lloyd habe ich auch selbst auf ihren Wert geprüft. Speziell habe ich untersucht ob sie mit anderen Methoden übereinstimmende Resultate ergab, z.B. mit dem Porometer. Als extreme äussere Bedingungen benutzte ich „Licht" (Pflanze unbedeckt) und „Dunkel" (Pflanze in einer grossen Papphülle). Bei den Dunkelversuchen waren immer auch Kontrollpflanzen dem Lichte ausgesetzt.

Meine Objekte waren: *Pelargonium peltatum Ait.* und *Aster Tri-*

polium L. Bei beiden Pflanzen ist die Epidermis sehr bequem abzuziehen und erfordert die Operation also sehr wenig Zeit. Die Fixation fand immer sehr schnell statt. Anfangs hatte ich die Präparate via Xylol in Kanadabalsam eingebettet; später aber habe ich sie in absolutem Alkohol beobachtet und gemessen.

Es fällt auf dass die Spaltöffnungen in den Präparaten, *alle immer sehr weit geöffnet sind;* die Oeffnungsweiten sind jedoch nicht normal. Bei Aster Tripolium habe ich z.B. bei direkter Beobachtung mit dem Vertikalilluminator solche grossen Oeffnungsweiten nur sehr selten gefunden. Die weit geöffneten Spaltöffnungen gleichen sehr denen, welche ich oft mit der Kollodium-Methode beobachtet habe, und wovon ich vermutete dass sie verletzt oder alt waren.

Die grossen Oeffnungsweiten fallen nicht nur in den Präparaten von belichteten Pflanzen auf, sondern auch bei Pflanzen die z.B. 2 Stunden im Dunkeln gestanden hatten und bei denen die langen Porometerzeiten zweifellos auf geschlossene Spaltöffnungen hinwiesen.

Beispiele von Porometerverläufen gebe ich in den Tabellen 3 und 4.

Tabelle 3.

Versuch mit Pelargonium peltatum am 28. Juni 1933, im Gewächshaus.

Erklärung im Text. Porometerzeit in Sekunden.

Zeit	Porometerzeit	Bemerkungen
11.25	86	regnerisches Wetter
11.35	88	"
11.45	95	"
—	Präparate hergestellt und Papphülle über die Pflanze gebracht	
12.05	129	Dunkel
12.20	185	
12.40	295	
14.00	±930	
14.15	Papphülle entfernt und sofort Präparate hergestellt	
14.20	858	Regen hört auf; etwas heller als morgens
14.45	337	
15.00	126	
15.10	65	
15.20	48	
15.30	36	
15.40	26	
15.45	— Präparate hergestellt	
15.55	29	

Tabelle 4.

Versuch mit Pelargonium peltatum am 29. Juni 1933. Erklärung im Text. Porometerzeit in Sekunden.

Zeit	Porometerzeit	Bemerkungen
11.30	12	Sonne
12 05	10½	
12.30	8	
13.55	6½	
14.15	16	
14.20	Präparate hergestellt und Papphülle über die Pflanze gebracht	
14.30	100	Dunkel
14.45	522	
15.05	1059	
16.00	Präparate hergestellt, sofort nach dem Entfernen der Papphülle	

Diese Tabellen zeigen also auffallend grosse Unterschiede in den Porometerzeiten, und wenn trotzdem die Lloydsche Methode auch im Dunkeln noch geöffnete Spaltöffnungen zeigt, ist der Schluss berechtigt, *dass diese Methode den Zustand nicht richtig wiedergibt und deshalb für meine beiden Objekte unbrauchbar ist.*

Hier folgt noch ein Beispiel von Aster Tripolium, wobei in jedem Präparat 10 Spaltöffnungen gemessen wurden. Die Porometerzeiten sieht man in Tabelle 5, die Dimensionen der Spaltöffnungen in Tabelle 6.

Tabelle 5.

Versuch mit Aster Tripolium am 17.Mai 1935, im Gewächshaus. Erklärung im Text. Porometerzeit in Sekunden.

Zeit	Porometerzeit	Bemerkungen
12.03	10	Sonne
12.17	7	
12.19	Präparat hergestellt	
12 47	10½	
14.06	5½	
14.45	16	
14.46	Papphülle über die Pflanze gebracht.	
14.53	25	Dunkel
15.21	65	
15.31	104	
15.40	195	
15.50	343	
16.37	Papphülle entfernt und sofort Präparat hergestellt.	
16.56	± 350	

Tabelle 6.

Dimensionen von Spaltöffnungen der Präparate aus Tabelle 5. Die Zahlen sind Skalenteile des Okularmikrometers.

Präparat von 12.19		Präparat von 16.37	
Länge	Breite	Länge	Breite
130	34	105	43
108	55	113	47
121	51	106	55
112	49	77	19
93	53	115	43
104	49	96	33
138	48	100	23
100	47	105	51
79	33	120	38
119	50	92	48
Mittelwert		Mittelwert	
110	47	103	40

Also hier ebenfalls: grosse Unterschiede in den Porometerzeiten, aber *sehr geringe* Unterschiede in den Spaltöffnungsdimensionen. Wenn die Porometermethode als richtig zu betrachten ist (siehe auch Abschnitt IV), beweisen diese Tabellen, dass die Lloydsche Methode unbrauchbar ist. Die grossen Breiten und Längen aus Tabelle 6 sind nicht normal. Mit dem Vertikalilluminator habe ich solche Dimensionen nur *sehr selten beobachtet.* Vielleicht müssen wir uns hier vorstellen, dass wir mit einer, durch die Aufhebung der Spannungen zwischen Oberhaut und Schwammparenchym verursachten Verunstaltung der Spaltöffnungen zu tun haben. Und ich glaube um so eher Grund zu dieser Auffassung zu haben, weil ich gesehen habe, dass da wo im Präparat von 16.37 (Tabelle 6) noch Schwammparenchym an der Oberhaut haftete, die Spaltöffnungen wirklich geschlossen waren.

Im Obigen glaube ich bewiesen zu haben, *dass bei meinen Objekten die ursprüngliche Methode L l o y d's, bei welcher die Oberhaut allein abgezogen wird, nicht brauchbar ist.*

Diese Methode wird jedoch auch heute noch verwendet. In letzter Zeit z.B. von N i u s (11), der sie zu einer eingehenden Kritik der Porometermethode benützte. Zwar glaubt N i u s dass er durch einfachen Vergleich von fixierten und nicht-fixierten Präparaten, die Brauchbarkeit dieser Methode feststellen kann, aber wenn wir z.B. bei N i u s lesen, dass die Spaltöffnungen der Unterseite des Blattes

von Solidago sempervirens nach der Fixation in der Länge 21% und in der Breite 5% abweichen, und wenn dann trotzdem dieselbe Pflanzenart später wieder benutzt wird, müssen wir doch annehmen, dass Nius die Kritik der Lloydschen Methode nicht so ernsthaft aufgenommen hat, wie es für eine wissenschaftliche Arbeit erwünscht gewesen wäre. (siehe bei Nius (11) S. 46 und 113).

Auch ist es noch sehr fraglich ob man durch einen einfachen Vergleich einzelner Spaltöffnungen beweisen kann, dass die Lloydsche Methode für eine gewisse Pflanze brauchbar ist.

Die Lloydsche Methode ist tief-eingreifend. Das Blatt wird dabei schwer verletzt denn beim ziemlich raschen Abziehen der Oberhaut ist die Gefahr einer Verletzung der Epidermiszellen, sehr gross. Auch wäre bei Pflanzen mit schnell reagierenden Spaltöffnungen eine Oeffnungs- oder Schliessreaktion gar nicht undenkbar.

Zusammenfassend können wir sagen: Es gibt viele Faktoren die schwer messbar sind und die diese Methode für Anwendung in *physiologischen* Arbeiten wenig erwünscht machen. Es scheint mir sogar wissenschaftlich nicht angebracht, jetzt, wo man über besseren Methoden verfügt, diese Lloydsche Methode noch weiter anzuwenden.

Nach der Fertigstellung des Manuskriptes erschien in: „The Palestine Journal of Botany and Horticultural Science" Vol. I No. 1, eine Arbeit von Frl. M. Nadel (10): „On the influence of various liquid fixatives on stomatal behaviour", mit anschliessenden Bemerkungen von H. R. Oppenheimer (12): „Critical remarks on the value of Lloyd's alcohol-fixationmethod for measuring stomatal aperture."

Frl. Nadel hat beobachtet, dass manche Flüssigkeiten (z.B. Xylol) einen Einfluss auf die toten Zellwände ausüben können und dass dieser Einfluss eine Reaktion der Spaltöffnungen zur Folge hat. So beobachtete sie z.B. dass die, in Alkohol geschlossene Spaltöffnungen von Citrus, sich wieder öffnen, wenn man die toten Epidermisabzüge in Xylol überführt. Bei den Spaltöffnungen der Kartoffelpflanze ist es gerade umgekehrt. Sie erklärt diese Erscheinungen durch einen Einfluss der verschiedenen Flüssigkeiten auf die Zellwandstruktur, und findet um so mehr Grund zu dieser Auffassung, weil sie bei Untersuchungen mit dem Polarisations-Mikroskop beobachtet hat, dass die Doppelbrechung der Zellwände sich ändert, wenn man diese in andere Flüssigkeiten überführt.

Oppenheimer hebt besonders hervor, dass ein Einfluss des Alkohols auf die Elastizität und Mizellärstruktur der Zellwände gar nicht undenkbar ist, und dass auch aus den Unter-

suchungen von Frl. N a d e l hervorgeht, dass die Alkoholfixierungsmethode keine unveränderten Spaltweiten gewährleistet.

Diese Untersuchungen von Frl. N a d e l stimmen also mit meinen eigenen Befunden überein, und ich bin dadurch um so mehr überzeugt, *dass die Lloydsche Methode in vielen Fällen für p h y s i o l o g i s c h e n Arbeiten völlig unbrauchbar ist, und ihr nur historischer Wert beigelegt werden kann.*

ABSCHNITT III.

Der Vertikalilluminator und das Porometer in der Praxis.

Allgemeines.

Als quantitative Methoden kommen deshalb nur noch der Vertikalilluminator und das Porometer in Betracht. Beide will ich etwas eingehender erörtern. Leider ist es mir nicht gut möglich diese beiden hier ganz von einander zu trennen. In meinen Untersuchungen habe ich nämlich die beiden Methoden stets mit einander verglichen, um so ihren Wert zu prüfen.

In ihrer Arbeit über „Das Horizontal-Porometer" äussern N. H a m o r a k und M. L u b y n s k y j (4) ihre Meinung in den folgenden Sätzen: „Man wird L o f t f i e l d beistimmen müssen, „dass, solange kein Vergleich zwischen der Porometermethode und „den direkten Methoden zur Messung der Spaltöffnungen (z.B. der „Lloydschen) durchgeführt worden ist, wir jedenfalls nicht be„rechtigt sind, das Porometer zur Messung der Spaltöffnungs„weiten allein zu gebrauchen". (4; S. 639).

Mit diesen Sätzen bin ich ganz einverstanden, aber ein Vergleich mit der Lloydschen Methode, ist m. E. nicht berechtigt. Als direkte Methode kommt jedoch die des Vertikalilluminators sehr gut in Betracht und deshalb habe ich versucht sie mit der Porometermethode zu vergleichen. Die Resultate gebe ich später in Abschnitt IV wieder.

Zuerst möchte ich einige Bemerkungen über den Vertikalilluminator im allgemeinen folgen lassen.

§ 1: *Bemerkungen über den Vertikalilluminator.*

Bei meinen Versuchen habe ich einen gewöhnlichen Zeiss-Vertikalilluminator gebraucht.

Eine Philips-Wolfram-Bogenlampe diente als punktförmige Lichtquelle, die das Beobachtungslicht lieferte. Ein Gefäss mit sehr verdünnter Kupfersulfatlösung war immer zur Aufhebung der Wärmestrahlen eingeschaltet.

Das Blatt wird mit der Unterseite nach oben auf dem Objekttisch befestigt, wobei man sich vor Beschädigungen hüten muss.

Nach jeder Beobachtung ist es notwendig, das Wolframlicht auszuschalten und den Tubus des Mikroskops emporzuheben. Jede Beobachtung muss auch möglichst schnell vor sich gehen, damit das Licht nur sehr kurz auf das Blatt einwirken kann. Einmal habe ich sogar einen Einfluss dieses Lichtes konstatiert, als ich sofort nach einer Beobachtung wieder eine andere machte. Eine sich schliessende Spaltöffnung wurde dabei wieder etwas geöffnet. Bei schneller Beobachtung aber störte die Belichtung nicht.

Gegen den Vertikalilluminator kann man auch Bedenken erheben. Eine grosse Schwierigkeit ist, dass man immer nur *eine einzige* Spaltöffnung zugleich untersuchen kann. Bekanntlich reagieren die individuellen Spaltöffnungen eines selben Blattes sehr verschieden, manche nämlich sehr träge und andere wieder sehr gut. Vielleicht ist die Erklärung dieser Erscheinung in dem verschiedenen osmotischen Inhalt der Schliesszellen zu suchen. So ist man immer gezwungen eine gut reagierende Spaltöffnung, mit der gearbeitet werden kann, auszusuchen. Dies tat auch H. Sierp (17) in seiner Arbeit über den Einfluss verschiedener Spektralbezirke auf die Spaltöffnungen. Ins besondere bei Aster Tripolium habe ich selbst erfahren dass bei solchem Verfahren viel Zeit verloren geht.

Diese Schwierigkeit ist jedoch nicht prinzipiell.

Eine andere Schwierigkeit ist, dass es nur wenige Objekte gibt bei denen der Vertikalilluminator Anwendung finden kann. Es ist nämlich notwendig, dass man unter dem Mikroskop die Spalte sehr scharf sehen und messen kann, und bei sehr vielen Pflanzen ist dies nicht der Fall. Besonders Pflanzen bei denen die Spaltöffnungen eingesunken sind oder einen Vorhof besitzen, sind nicht geeignet. Aster Tripolium hat einen sehr kleinen Vorhof, der noch keine grossen Schwierigkeiten verursacht. Das Objekt Sierp's: Helianthus annuus ist jedoch viel besser.

Eine nicht-prinzipielle Schwierigkeit ist auch, dass man beim Studieren mehrerer Objekte zugleich, gezwungen ist auch mehrere Lampen, Vertikalilluminatoren und Mikroskope aufzustellen. Beim Porometer hat man derartige Schwierigkeiten nicht zu befürchten, denn man kann mehrere Glöckchen auf einem Porometer anschliessen.

Das Porometer, auf dessen Wert wir noch später ausführlich zurückkommen werden, hat also jedenfalls schon viele praktischen Vorteile über dem Vertikalilluminator.

Indessen sind, wie schon betont, diese Bedenken gegen den Vertikalilluminator nicht prinzipiell und er ist als direkte Methode zum Vergleich mit dem Porometer, sehr geeignet.

§ 2: *Widerlegung der an dem Porometer geübten Kritik.*

Gegen das, von F. Darwin und Pertz (3) im Jahre 1911 eingeführte Porometer, hat man manche Bedenken geäussert. Viele derselben sind aber später widerlegt oder durch veränderte Versuchsmethodik beseitigt worden.

In letzter Zeit ist aber ein Bedenken besonders in den Vordergrund getreten: die Rolle der Interzellularen.

F. Bachmann (1) z.B. sagt folgendes: „Genau genommen „werden mittels des Porometers nicht nur die Aenderungen der „Spaltenweiten angezeigt, sondern überhaupt Aenderungen in der „Wegsamkeit der Interzellularen und ihrer Ein- und Ausgänge." (1; S. 388).

Von vornherein is nichts dagegen einzuwenden. Es fragt sich aber, ob nicht in den meisten Fällen die Spaltöffnungsweiten die beschränkenden Faktoren sind, die den Porometerverlauf regulieren, weil der Durchmesser der Interzellularen im Schwammparenchym immer viel grösser ist als den der Spaltweiten. Wir haben dann der Interzellularen nicht mehr Rechnung zu tragen und die Porometerzeiten geben dann die Aenderungen der Spaltweiten wieder.

Die Arbeit von E. Leick (5) über die „Luftwegigkeit" der Laubblätter, hebt die Rolle der Interzellularen besonders hervor.

Sein Schüler E. Nius (11) glaubt bewiesen zu haben, dass bei vielen Pflanzen die Porometerzeiten nicht den Spaltenarealen, sondern den Interzellularvolumina parallel gehen.

Auf der Arbeit Bachmann's ist die vernichtende Kritik Maximow's (9) basiert wenn er in seinem Buche: „The plant in relation to water" die Behauptung aufstellt: „The porometer „in fact cannot be regarded as an apparatus capable of yielding „exact quantitative information regarding the degree of opening „of the stomata. As a qualitative method it is inferior to the „absolute alcohol method or to exact measurements obtained „directly from the living leaf." (9; S. 184).

Diese Behauptung Maximow's wird leider auch in letzter Zeit noch von Frl. Nadel (10) ohne Kritik aufgenommen.

Es wäre nützlich hier zu untersuchen ob tatsächlich bewiesen ist, dass das Interzellularvolumen eine so grosse Rolle spielt. Besonders die Arbeit von Nius (11) scheint hier wichtig zu sein. Wenn alles was er behauptet wahr ist, müssen wir in der

Tat das Porometer als Methode zur Messung der Spaltweiten aufgeben.

Inzwischen glaube ich dass seiner Arbeit nicht so viel Bedeutung beigelegt werden kann. Seine Methodik ist m.E. nicht wissenschaftlich verantwortet.

Dass ich den Gebrauch der Lloydschen Methode zur Feststellung der Spaltenareales nicht geeignet achte, habe ich schon in Abschnitt II eingehend erörtert.

Auch die Anwendung des Leickschen Doppelporometers ist vielleicht nicht verantwortet. Bei langen Porometerzeiten arbeitet man bei diesem Porometer mit grossen Druckdifferenzen; und eine Reaktion der Spaltöffnungen ist in diesem Falle gar nicht undenkbar, weil die Luft dann mit zu grosser Schnelligkeit durch das Blatt gesogen wird.

Am wenigsten richtig jedoch scheint mir die Methode zur Feststellung des Interzellularvolumens. Bekanntlich wird ein Stückchen Blatt ausgestanzt und in Wasser in eine dickwandige Flasche gebracht, die man mittels einer kräftigen Wasserstrahlpumpe evakuiert. Nach einigen Minuten, wenn keine Luftbläschen mehr aus dem Blatte emporsteigen, wird wieder Luft zugelassen und infiltriert das Wasser ins Blatt. Aus einer Wägung vor und nach dem Versuch soll das Interzellularvolumen zu berechnen sein.

Zuerst ist es überhaupt fraglich, ob eine vollständige Infiltration stattfindet. Nius behauptet zwar dass dies der Fall sei (11; S. 37), aber meine eigenen Versuche mit Ficus elastica zeigten mir dass die Infiltration bei etwas grösseren Blattstückchen *nicht vollständig ist.* Um vollständige Infiltration des Wassers zu erreichen, musste ich Blattstückchen von höchstens 5 m.m. Durchmesser nehmen; Nius aber verwendete Stückchen von 11.5 m.m. Durchmesser!

Zweitens hat man mit der Möglichkeit zu rechnen, dass beim Ausstanzen der Blattstückchen Spannungen aufgehoben werden, die einen Einfluss auf das Interzellularvolumen haben. Es ist nicht sicher dass das so bestimmte Interzellularvolumen auch das wirkliche ist.

Drittens ist der Einfluss der Evakuierung auf das Blattgewebe nicht untersucht worden. Man könnte mit Recht doch Zellverunstaltungen wegen der Druckdifferenz erwarten.

Ich habe nun m.E. Bedenken genug hervorgehoben, um zu zeigen dass der Methodik von Nius sehr viele Fehler anhaften können. Er selbst hat es vielleicht auch vermutet, denn er sagt:

„Zwar können sich die entstehenden Fehler bis zu einem gewissen „Grade gegenseitig ausgleichen, *aber es besteht ebenso die Möglich-„keit einer Akkumulierung gleichgerichteter Fehler.*" (11; S. 49) *).

Ein wissenschaftlicher Forscher muss aber, ehe er eine Methodik benützt, vor allem überzeugt sein, dass es keine solche Möglichkeiten gibt. Auf diese Weise untergräbt Nius die Grundlagen seiner eigenen Arbeit.

Um die Methode von Nius zur Feststellung des Interzellularvolumens etwas eingehender zu prüfen, habe ich ein Objekt gesucht, das ziemlich grosse Unterschiede in Porometerzeiten zeigt. Dieses Objekt fand ich in: *Ficus elastica var. fol. var. Roxb.* Seit P. J. Velsen (21) wissen wir, dass die Porometerzeiten der weissen und grünen Teile dieser Pflanze grosse Unterschiede zeigen. Die Porometerzeiten des weissen Teiles sind etwa 6 bis 7 Mal so gross wie die des grünen Teiles. Einige der von mir selbst festgestellten Werte gebe ich in Tabelle 7 wieder.

Tabelle 7.

Porometerzeiten einer weissbunten Ficus elastica am 24. Mai 1935, gemessen mit dem Horizontal-Porometer. Glöckchen gleicher Grösse. Porometerzeit in Sekunden.

Zeit	Weiss	Grün	Bemerkungen
10.55	255	41	Den ganzen Tag
12.41	266	43	Sonnenschein
14.08	252	47	Temp. 22° bis 23° C.

Der Unterschied der Spaltöffnungszahlen ist zu gering, um diese grossen Differenzen in Porometerzeit zu erklären (weiss: grün = 1 : 1,26). Im Sinne Nius' sollte also die Differenz durch Unterschiede der Interzellularvolumina erklärt werden.

Ich habe nun versucht diese Volumina mittels der von Nius angewandten Methode zu bestimmen. Mittels eines Korkbohrers wurden Blattstückchen an korrespondierenden Stellen *eines* Blattes ausgestanzt. Dann wurden die Stückchen schnell gewogen, etwa 7 Minuten evakuiert, und nach oberflächlicher Berührung mit Filtrierpapier, noch einmal gewogen. Nach Nius soll nun die

*) Sperrung von mir; H.

Gewichtszunahme dem Interzellularvolumen proportional sein. Man sieht die Resultate in Tabelle 8.

Tabelle 8.

Bestimmung der Interzellularvolumina bei Ficus elastica (weissbunt). Gewicht in gr.

Versuch	Gewicht vor dem Versuch		Gewicht nach dem Versuch		Zunahme in %	
	weiss	grün	weiss	grün	weiss	grün
I; am 28. Mai 1935 14 Uhr	0,1185	0,1147	0,1461	0,1415	23,3	23,4
II; am 28. Mai 1935 16 Uhr	0,1082	0,1105	0,1297	0,1400	19,9	26,7
III; am 29. Mai 1935 14 Uhr	0,1053	0,1040	0,1340	0,1408	27,3	35,4
IV; am 29. Mai 1935 15 Uhr	0,1230	0,1239	0,1410	0,1386	14,6	11,9
V; am 29. Mai 1935 16 Uhr 30	0,1195	0,1165	0,1385	0,1305	15,9	12,0

In Versuch I, II und III habe ich 5 Stückchen von etwa 7 bis 8 m.m. Durchmesser, in Versuch IV und V immer 10 Stückchen von 5 m.m. Durchmesser verwendet. In Versuch I ist die Zunahme des weissen und des grünen Teiles gleich; in den Versuchen II und III ist die Zunahme des grünen, und in den Versuchen IV und V die Zunahme des weissen Teiles grösser. So kann man aus diesen Versuchen keinen einheitlichen Schluss ziehen bezüglich des Interzellularvolumens.

Ich betone hier nachdrücklich, dass ich diese Methode zur Bestimmung des Interzellularvolumens nicht für geeignet halte. Ich wollte eben nur zeigen, dass man mit dieser Methode Resultate erzielt, die der Meinung N i u s' gerade entgegengesetzt sind, denn wie sich aus Tabelle 8 ergibt, kommen hier bei der weissbunten Ficus elastica Unterschiede in Interzellularvolumina zur

Erklärung der Unterschiede in Porometerzeiten nicht in Betracht. Die Unterschiede sind nur mit ungleichen Oeffnungszuständen und Zahlen der Spaltöffnungen zu erklären. Das Porometer ist m.E. also hier der geeignete Apparat zum Studium der Spaltöffnungen.

Ich will jedoch nicht behaupten, dass die Interzellularen nie eine Rolle spielen. Schon E. v. Slogteren (18) beobachtete, dass bei jungen Blättern die Porometerwerte nicht immer normal verlaufen. Hier ist dann vielleicht das Interzellularsystem noch nicht ganz gut entwickelt. Aber wenn man die Spaltöffnungen studieren will, verwendet man doch solche Blätter ebensowenig, wie Blätter die wegen ihrer Form für das Porometer ungeeignet sind.

ABSCHNITT IV.

Vergleich des Vertikalilluminators und des Porometers.

Im vorhergehenden Abschnitt ist bereits nachgewiesen worden, dass die, von Nius an dem Porometer geübte Kritik, nicht einwandfrei ist. Im Folgenden kann ich positivere Beweise dafür beibringen, dass das Porometer in der Tat ein gutes Hilfsmittel, zum Studium der Spaltöffnungen, darstellt.

Anfangs arbeitete ich mit dem gewöhnlichen von Darwin und Pertz (3) eingeführten, und von M. Pinkhof (14) etwas modifizierten Porometer mit U-förmigem Manometerrohr.

Später habe ich auch das von Hamorak und Lubynskyj (4) beschriebene Horizontal-Porometer benützt, und dieser Apparat erwies sich als sehr gut brauchbar. Ich konnte die von den Autoren erwähnten Vorteile durchaus bestätigen. Der grösste Vorteil ist aber, dass die Luft mit konstanter Schnelligkeit durch das Blatt gesogen wird, weil die Druckdifferenz immer dieselbe bleibt. Wie Hamorak und Lubynskyj sich das Sammelreservoir denken ist nicht recht deutlich. Ich habe aber auf bestimmter Höhe einen Abfluss gemacht, so dass das Niveau im Sammelreservoir immer konstant bleibt; und weil das Rohr horizontal eingestellt ist, bleibt die Druckdifferenz zwischen Rohr und Reservoir ebenfalls immer konstant.

Beim gewöhnlichen Porometer ist das nicht der Fall. Bekanntlich wird das Wasserniveau auf null eingestellt und wenn man nun z.B. bis 4 c.m. emporsaugt, hat man eine Druckverminderung von 8 c.m. Wasser erreicht. Während des Versuches liess ich das

Wasser immer von 4 bis 3 c.m. zurückfallen, so dass also eine Druckänderung von 8 c.m. bis auf 6 c.m. Wasserdruck verursacht wurde. Bei geringerem Druck ist die Porometerzeit länger, aber wenn es sich um nicht zu lange Porometerzeiten handelt, hat diese Druckverminderung während der Beobachtung keinen grossen Einfluss. Unter diesen Umständen konnte ich beobachten, dass das Horizontal-Porometer und das gewöhnliche Porometer zu parallellaufenden Ergebnissen führen.

Bekanntlich ist das Licht der wichtigste Faktor, der das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen beeinflusst. Wenn die Feuchtigkeit nicht zu klein ist, und man die Pflanzen gut begiesst, kann man den Einfluss der Lichtschwankungen genau mit dem Porometer verfolgen.

So habe ich z.B. bei Pelargonium peltatum sehr gut den Einfluss eines kurzen Gewitters mit schwerer Bewölkung, registrieren können. (Siehe Tabelle 9.). Man sieht auch dass die Spaltöffnungen sich abends schliessen. Dieser Versuch ist mit 3 verschiedenen Blättern, von denen Blatt 3 noch ziemlich jung war, gemacht.

Tabelle 9.

Versuch mit Pelargonium peltatum, am 22. Juni 1933, in einem Gewächshaus auf dem Dache des Laboratoriums.

Zeit	Porometerzeit in Sekunden			Bemerkungen
	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 3	
15.00	53	—	—	Gewitter; dunkel, viel Regen
15.30	53½	44	12½	
15.50	35	17	8	
16.00	30	11	7	Regen hört auf.
16 45	9	5	3	Sonne kommt zurück.
17.10	6	5	4	
20.45	63	29	10	Abend; nicht bewölkt.
21.00	59	29	10	Es wird allmählich dunkel.
21.30	76	40	11½	
22.00	95	53	15	

Im Sommer 1935 habe ich ebenfalls Uebereinstimmung zwischen den Porometerzeiten und den Lichtschwankungen zu finden versucht. Die Lichtschwankungen wurden mittels eines „Lux-meters", wie es bei ökologischen Arbeiten angewandt wird, bestimmt.

Besonders an einem Regentag, als die Lichtschwankungen ziemlich gross waren, konnte ich diese Uebereinstimmung gut sehen. Ich bringe hier eine Tabelle und eine Graphik für *Pelargonium peltatum.* (Tabelle 10 und Abb. I.)

Tabelle 10.

Versuch mit Pelargonium peltatum am 14. Mai 1935. Horizontal-Porometer und gewöhnliches Porometer an einem Glöckchen befestigt. Porometerzeiten in Sekunden. Gehört zu Abb. I.

Zeit	Horiz. Porom.	gewöhnl. Porom.	Lux	Bemerkungen
10.35	75	—	2936	Regen
10.49	—	33	5000	
11.03	33	—	—	
11.12	—	20	4800	
11.19	33	—	4400	
11.25	—	20½	3500	
11.30	42	—	3400	
11.36	—	28	4300	
11.47	31	—	4100	
11.50	—	19½	6000	
11.57	23	—	6000	
12 04	—	13½	5500	
12.14	26	—	4300	
12.17	—	16½	4000	
12 59	18½	—	3300	
13.01	—	13½	—	
14.12	60	—	1200	Schwer bewölkt
14.17	—	50	1000	
14.22	88	—	2400	
14.32	—	43½	7500	
14.37	48	—	13500	Sonne
14.45	—	23½	15500	
14.51	48	—	7500	keine Sonne
14.57	—	43½	3700	
15.06	60	—	11200	
15.10	—	34½	10400	
15.15	35	—	14300	wieder Sonne
15.19	—	23½	11800	
15.25	35	—	15000	
15.30	—	25	20700	
15.45	45	—	15000	
15.50	—	26	15000	
15.55	39	—	18300	
15.58	—	32	13300	
16.35	27½	—	13300	
16.38	—	22	11700	
16.48	45	—	9'00	
16.52	—	29	8700	
16.58	40	—	9500	
17.01	—	26	11200	

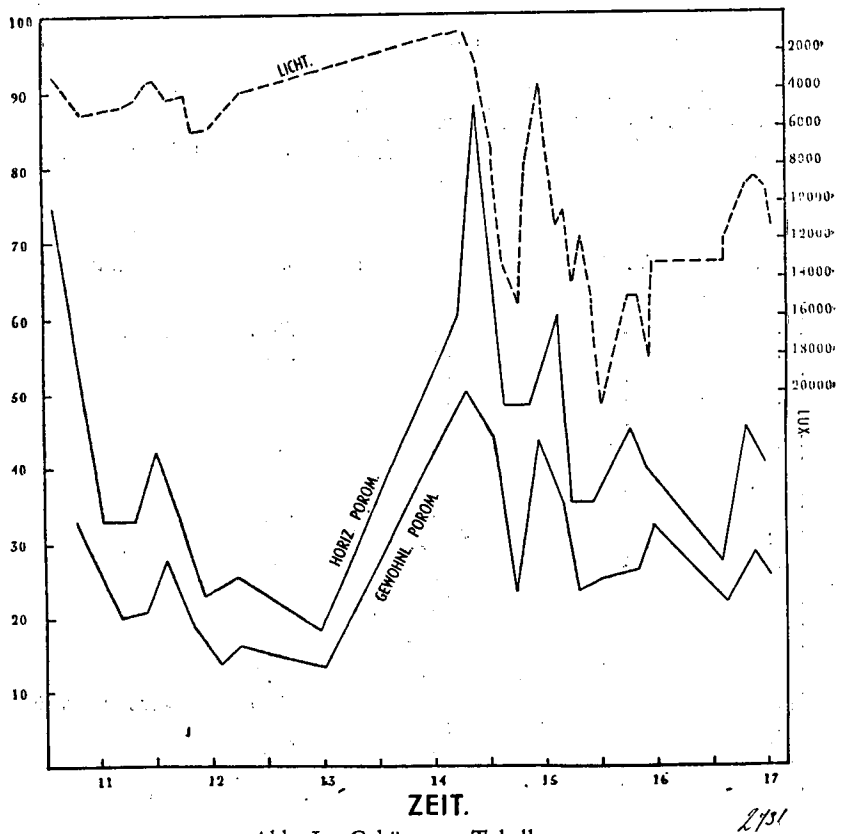

Abb. I. Gehört zu Tabelle 10.

Man sieht aus Abb. I, dass die beiden Porometer zu parallellaufenden Ergebnissen führen. Die grosse Uebereinstimmung zwischen den Porometern und dem Lichte, kann man kaum anders erklären, als mit der Annahme dass mit dem Porometer die Reaktionen der Spaltöffnungen gemessen werden. Um so mehr weil wir aus vielen Beobachtungen mit anderen Methoden wissen, dass *unter normalen Umständen,* die Spaltöffnungen sich im Lichte öffnen und bei Verdunkelung schliessen.

Der direkte Beweis für diese Annahme kann jedoch nur gegeben werden, wenn man das Porometer mit einer direkten Methode vergleicht. Wie ich schon erörterte, habe ich zu diesem Zweck

die Vertikalilluminatormethode gewählt, weil diese die einzige ist, die m.E. dafür in Betracht kommt.

Die Spaltöffnungen von Pelargonium peltatum sind für den Vertikalilluminator nicht geeignet, weil sie einen Vorhof besitzen. Wie ich schon erwähnt habe, ist Aster Tripolium gut brauchbar ebenso wie Helianthus annuus.

Die Aufstellung der Apparate war wie folgt: ein Teil des kleinen Gewächshauses auf dem Dache des Laboratoriums konnte mit schwarzen Vorhängen verdunkelt werden. In diesem Teile waren Vertikalilluminator und Porometer nebeneinander aufgestellt. Während des Versuches war die Feuchtigkeit nahezu konstant, und ziemlich gross; es war also möglich eine Schliess- und Oeffnungsbewegung zu beobachten. Zuerst gebe ich einige Tabellen und Graphiken (Tabellen 11, 12 und 13; Abb. II, III und IV).

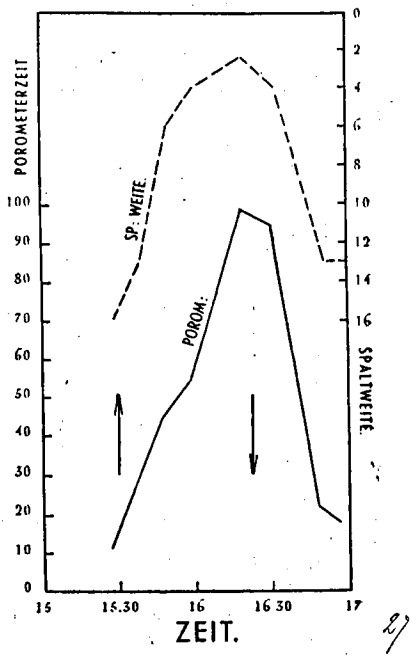

Abb. II. Gehört zu Tabelle 11.

Tabelle 11.

Versuch mit Aster Tripolium am 17. Juni 1935. Spaltweiten in Skalenteilen des Okularmikrometers. Porometerzeit in Sekunden. Gehört zu Abb. II.

Erste Pflanze		Zweite Pflanze		Bemerkungen
Zeit	Porometerzeit	Zeit	Spaltweite	
15.27	11	15.28	16	Sonne
—	—	—	—	15.30 die Vorhänge geschlossen
15 37	26	15.38	13	Dunkel
15.47	44	15.49	6	
15.57	54	16.00	4	
16.17	98	16.18	2½	
—	—	—	—	16.22 die Vorhänge wieder geöffnet
16.30	94	16.31	4	
16 48	22	16.50	13	
16.56	19	16.57	13	

Tabelle 12.

Versuch mit Aster Tripolium am 27. Juni 1935. Spaltweiten in Skalenteilen des Okularmikrometers. Porometerzeit in Sekunden. Gehört zu Abb. III.

Erste Pflanze		Zweite Pflanze		Bemerkungen
Zeit	Spaltweite	Zeit	Porometerzeit	
14.08	24	14.09	1	Sonne
14.19	24	14.20	1	
—	—	—	—	14.21 die Vorhänge geschlossen
14.27	17	14.28	2	Dunkel
14.35	12	14.36	7	
14.43	10	14 44	12¼	
14.52	9	14.53	15	
15 04	8	15.05	15	
15.21	8	15 22	16	
—	—	—	—	15.23 die Vorhänge wieder geöffnet
15.26	13	15 27	13	
15 30	13	15.31	5½	Wieder Sonne
15.40	13	15 41	2½	
15 59	15	16.00	1¼	Sonne wohl noch auf dem Porometer, nicht mehr auf dem Vertikalilluminator.
17.05	18	17.06	¾	

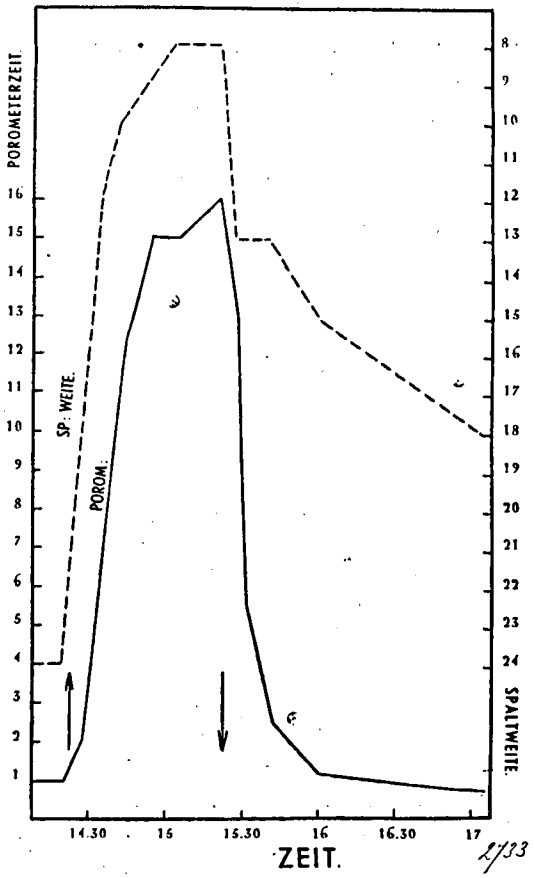

Abb. III. Gehört zu Tabelle 12.

Die Graphiken zeigen grosse Uebereinstimmung zwischen Porometer und Vertikalilluminator. In Abb^{n}. III und IV sieht man jedoch, dass die einzelne Spaltöffnung unter dem Vertikalilluminator sich nicht wieder so weit öffnet, wie die Spaltöffnungen beim Porometer. Diese Erscheinung ist so zu erklären, dass am späteren Nachmittag das etwas höher aufgestellte Porometer mehr Licht empfing als der Vertikalilluminator.

Tabelle 13.

Versuch mit Helianthus annuus am 21. Juni 1935. Spaltweiten in Skalenteilen des Okularmikrometers. Porometerzeit in Sekunden. Gehört zu Abb. IV.

Erste Pflanze		Zweite Pflanze		Bemerkungen
Zeit	Spaltweite	Zeit	Porometerzeit	
11.29	18	11.30	11½	Bewölkt
11.41	18	11.42	11	
11.57	18	11.58	10	
—	—	—	—	12.00 die Vorhänge
12.08	15	12.09	24½	geschlossen
12.18	4	12.19	±370	
12 33	geschlossen	12.34	sehr lange	Dunkel
eine andere Spaltöffnung		—	—	
13.52	geschlossen	13.53	sehr lange	
—	—	—	—	14.00 die Vorhänge
14.06	1½	14.07	400 bis 500	wieder geöffnet
14.16	1½	14.17	±440	
14.31	3½	14.32	145	
14.46	7½	14.47	44	
15.01	10	15.02	34	Bewölkt
15.18	10	15.19	22½	
15.31	13	15.32	17	
15.46	11	15.47	23½	
16.56	15	16.57	21	

Ach wenn die Uebereinstimmung in anderen Versuchen nicht so schlagend war, fand ich doch immer die Reaktionen gleichgerichtet; d.h. ich fand *nie* dass zu grösseren Spaltenarealen auch grösseren Porometerzeiten gehörten, wie bei Nius (11) aus mehreren Tabellen und Graphiken hervorgeht. In meinen Versuchen korrespondierte *immer* eine Verkleinerung der Porometerzeit mit einer Vergrösserung der Spaltweite.

Aus Obigem folgt, *dass hier bei Aster Tripolium und Helianthus annuus das Porometer sehr gut geeignet ist zum Studium der Spaltöffnungsreaktionen.*

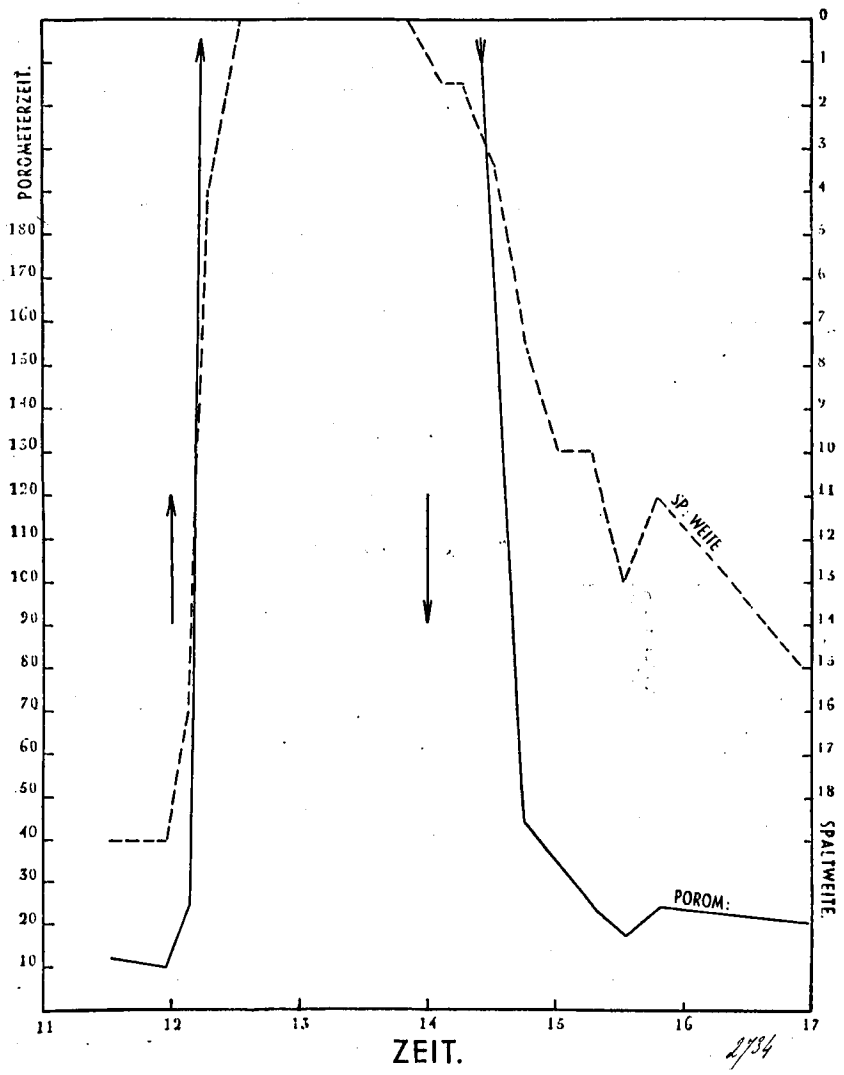

Abb. IV. Gehört zu Tabelle 13.

Ich betonte schon ein Bedenken gegen den Vertikalilluminator und zwar, dass man immer nur eine einzige Spaltöffnung messen kann. Diese Schwierigkeit fällt weg beim Porometer, denn das Porometer gibt ja den Mittelwert aus sehr vielen Spaltöffnungen wieder, und dann werden auch ihre individuellen Abweichungen aufgehoben.

Dies ist umso wichtiger, weil wir die Faktoren die diese individuellen Reaktionen beherrschen, nicht kennen. Es wäre möglich dass hier der Wassergehalt, der osmotische Inhalt und das Alter der Spaltöffnungen, eine wichtige Rolle spielen. Die Betrachtungen Stalfelt's (19;20) können darauf hindeuten, dass solche Faktoren für den Spaltöffnungsmechanismus von grösster Bedeutung sind. Die älteren Spaltöffnungen reagieren immer etwas träger, die jüngeren viel schneller, aber diese schliessen sich oft nicht ganz. Deshalb soll man sich auch hüten beim Studium der Spaltöffnungen, zu junge oder zu alte Blätter zu verwenden, und auch Sorge tragen das Porometer an ein völlig unbeschädigtes und gesundes Blatt anzuheften. In Amsterdam ist seit Jahren, das gewöhnliche Gummi arabicum, mit Wasser gemischt, als Klebemittel in Gebrauch. Dies ist völlig unschädlich, trocknet schnell und dringt nicht ins Blatt ein.

Gewiss ist die Porometermethode *keine direkte,* ebensowenig wie soviele andere; in vielen Fällen gilt es aber die *Aenderungen* der Spaltweiten zu beobachten und diese können mit dem Porometer gut verfolgt werden.

Ich hoffe dargetan zu haben, dass die von Leick (5), Nius (11) und Maximow (9) am Porometer geübte vernichtende Kritik, nicht berechtigt ist. *Für viele Objekte ist es eine geeignete Methode, die auch in der Zukunft zur Lösung der Fragen des Spaltöffnungsmechanismus beitragen kann.*

ZUSAMMENFASSUNG

Abschnitt I: Die alte Kollodium-Methode von Buscalioni und Pollacci ist zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Spaltöffnungen ungeeignet, weil der Aether eine Schliesswirkung auf die Spaltöffnungen ausübt.

Abschnitt II: Die Alkohol-fixierungsmethode von Lloyd ist in vielen Fällen ungeeignet, denn das Abziehen der Epidermis verursacht eine Reaktion der Spaltöffnungen. Bei *Aster Tripolium* und *Pelargonium peltatum* waren die Spaltöffnungen der Epider-

misabzüge immer sehr weit geöffnet. Die Oeffnungsreaktion wird vielleicht durch die Aufhebung der Spannungen zwischen Epidermis und Mesophyll ausgelöst. Weil unveränderte Spaltweiten bei der Anwendung dieser Methode nie gewährleistet sind, muss man sich bei *physiologischen* Arbeiten nicht mehr dieser Methode bedienen. Die Arbeit von Frl. Nadel (10) beweist auch dass dieser Schluss berechtigt ist.

Abschnitt III:

§ 1: Der Vertikalilluminator ist sehr gut brauchbar, wenn man nur eine längere Einwirkung des Beobachtungslichtes vermeidet. Eine Schwierigkeit bleibt immer, dass man näml. nur *eine* Spaltöffnung zugleich beobachten kann, und weil die Spaltöffnungen oft sehr individuellen Eigenschaften zeigen, ist diese Schwierigkeit beim Studium der Spaltöffnungen im allgemeinen wichtig.

§ 2: Die Rolle der Interzellularen ist von vielen Forschern übertrieben worden. Der, von Nius am Porometer geübten Kritik, kann wenig wissenschaftlicher Wert beigelegt werden, wegen der vielen Fehler seiner Versuchsmethodik, wie ich in diesem Paragraphen dargetan habe.

Abschnitt IV: Das Horizontal-Porometer von Hamorak und Lubynskyj hat manche Vorteile vor dem gewöhnlichen Porometer, aber auch letzteres ist sehr gut brauchbar.

Bei annähernd konstanter Feuchtigkeit korrespondieren die Porometerwerte mit den Lichtschwankungen.

Ein Vergleich zwischen Vertikalilluminator und Porometer, bei *Aster Tripolium* und *Helianthus annuus*, zeigt grosse Uebereinstimmung zwischen beiden Methoden.

Also ist das Porometer, trotz der vielen Kritik, eine brauchbare Methode zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Spaltöffnungen.

Amsterdam, Pflanzenphysiologisches Institut; Oktober 1935.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. F. Bachmann: „Studien über Dickenänderungen von Laubblättern." Jahrb. f. wiss. Bot. 61; 1922.
2. L. Buscalioni und G. Pollacci; „Ulteriori ricerche sull applicazione delle pellicole di collodio allo studio di alcuni processi fisiologici delle piante ed in particular modo della traspirazione vegetale." Atti Ist. Bot. Pavia 2e Serie, No. 7; 1901—'02.

3. Fr. Darwin and D. F. M. Pertz: „On a new method of estimating the aperture of stomata." Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 84; 1911.
4. N. Hamorak und M. Lubynskyj: „Das Horizontal-Porometer." Planta 9; 1930.
5. E. Leick: „Ein neues Universal-Doppel-Porometer." Ber. deut. Bot. Ges. 45; 1927.
6. F. E. Lloyd: „The physiology of stomata." Carnegie Inst. Washington, Publ. 82; 1908.
7. J. V. G. Loftfield: „The behaviour of stomata." Carnegie Inst. Washington, Publ. 314; 1921.
8. F. L. Long and F. E. Clements: „The method of collodionfilms for stomata." Am. Journ. of Bot. Vol. 21; 1934.
9. N. A. Maximow: „The plant in relation to water." 1929.
10. Mina Nadel: „On the influence of various liquid fixatives on stomatal behaviour." The Palestine Journ. of Bot. and Hort. Sc. Vol. I; No. 1, 1935—'36.
11. E. Nius: „Untersuchungen über den Einfluss des Interzellularvolumens und der Oeffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblätter." Jahrb. f. wiss. Bot. 74; 1931.
12. H. R. Oppenheimer: „Critical remarks on the value of Lloyds alcoholfixationmethod for measuring stomatal aperture." The Palestine Journ. of Bot. and Hort. Sc. Vol. I No. 1; 1935—'36.
13. K. W. Paetz: „Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen stomatärer Oeffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke." Planta 10; 1930.
14. M. Pinkhof: „A new method of recording the modifications in aperture of stomata." Proceed. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Vol. 23 No. 8; 1920
15. O. Renner: „Beiträge zur Physik der Transpiration." Flora 100; 1910.
16. Marg. Schorn: „Untersuchungen über die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und der Infiltrationsmethode zur Messung von Spaltöffnungsweiten." Jahrb. f. wiss. Bot. 71; 1929.
17. H. Sierp: „Untersuchungen über die Oeffnungsbewegung der Stomata in verschiedenen Spektralbezirken." Flora N. F. 28; 1933.
18. E. v. Slogteren: „De gasbeweging door het blad in verband met stomata en intercellulaire ruimten." Diss. Groningen 1917.
19. M. G. Stalfelt: „Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus." Flora N. F. 21; 1927.
20. ——: „Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz." Planta 8; 1929.
21. P. J. Velsen: „Porometeruntersuchungen an weissbunten Blättern des Ficus elastica L.." Proceed. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Vol. 33; 1930.